稳定同位素分析在昆虫生态研究中的应用

李 哲[1,2], 谢宝瑜[1], 季 荣[1,2], 李典谟[1*]
(1.中国科学院动物研究所,农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室,北京 100080; 2.中国科学院研究生院,北京 100039)

摘要: 综述了稳定同位素分析的原理与方法以及应用于昆虫生态研究的理论基础与进展,并对其发展前景进行初步探讨。该方法的应用以寄主植物同位素组成差异为前提,常用的同位素包括 D,^{13}C,^{15}N 和 ^{18}O,主要涉及确定食物来源,探寻寄主间转移规律及迁移路线、生态系统中物质与能量流动、食物网构建等方面。对长期保存标本与昆虫化石的同位素分析则扩展了研究的时间范围。同位素转化时间的确定、质量平衡方程和混合模型的应用则是验证相关生态问题的重要步骤;生态、生理和生化过程对同位素分馏的影响尚需深入研究。

关键词: 稳定同位素分析; 食物组成; 寄主转换; 迁移; 能量流动; 食物网
中图分类号: Q968 **文献标识码**: A **文章编号**: 0454-6296(2004)03-0394-06

Applications of stable isotope analysis in insect ecology

LI Zhe[1,2], XIE Bao-Yu[1], JI Rong[1,2], LI Dian-Mo[1*] (1. State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: Theoretical basis and application of stable isotope analysis in insect ecology as well as its principle and method are reviewed, and its further application prospects are suggested. The isotopic differences among host plants constitute the basis of this technique, in which D, ^{13}C, ^{15}N and ^{18}O are mainly involved. Stable isotope analysis is widely used in dietary reconstruction, host-shifting and migration, flows of mass and energy through ecosystems, and construction of food web. The long-term preserved specimens and fossil insects, when used for stable isotope analysis, can expand the temporal scale of these studies greatly. The applications of mass balance equation and mixing model along with the verification of diet turnover time are important steps to validate related ecological process; and more experiments are needed to test the effects of ecological, physiological and biochemical process on isotope fractionation.

Key words: Stable isotope analysis; dietary reconstruction; host-shifting; migration; energy flow; food web

1980 年以来,稳定同位素分析(stable isotope analysis)已成为一项重要的生态学研究手段,并逐渐形成了“同位素生态学”这一新兴领域。1998 年于加拿大的 Saskatoon 召开了“稳定同位素技术在生态学中的应用”的国际会议,与会学者认为该方法潜力巨大,将在多个方面起到变革性的作用(Hobson and Wassenaar, 1999)。生物体取食来源不同的食物,经过积累而造成了体内同位素组成差异,以此为基础的稳定同位素分析在野生动物食物资源(Rau, 1980; Koch *et al*., 1995)、栖息地选择(Schell *et al*., 1989; Marra *et al*., 1998)、迁徙(Steele and Daniel, 1978; Fry, 1983; Kennedy *et al*., 1997; Kelly and Finch, 1998; Hobson, 1999)、生理状态评估(Hobson *et al*., 1993)、营养物质体内分布(Tieszen *et al*., 1983)、食物网及生态系统的结构与能量流动(Ostrom *et al*., 1997)等研究中得到了越来越广泛的应用。昆虫固有的生物学特性决定该方法在昆虫生态研究中具有巨大潜力。一方面,昆虫个体小、种群数量大、繁殖力强等特点要求简单、高效的标记方法,且标记应尽可能不对昆虫活动造成影响(Hagler and Jackson, 2001),稳定同位素作为内在的天然标记提供了解决的手段。另一方面,生命周期短、变态昆虫具有显著分离的虫态等现象,使之成为稳定同位素分析在动物生态、生理研究中的良好材料。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170596); 国家“973”项目(G2000016210); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-103, KSCX2-1-02)
作者简介: 李哲,男,1977 年 11 月生,博士生,研究方向为种群生态学,E-mail: lizhe@panda.ioz.ac.cn
* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lidm@panda.ioz.ac.cn
收稿日期 Received: 2003-06-20; 接受日期 Accepted: 2004-1-20

近年来，我国科研工作者对稳定同位素分析用于生理、生态等研究进行了理论上的介绍与探讨（叶立勋，1990；蔡德陵等，2002；陈世苹等，2002），集中在植物生理、生态学与海洋生态学领域，主要涉及 ^{15}N 在草地氮循环中的应用（李育中等，1996）、CO_2 浓度对植物影响（蒋高明，2001）、生态系统的物质流动与营养结构（蔡德陵等，2002）等方面，并进行了试验性探索（蔡德陵等，1999，2001）。在应用领域，该方法主要用于蜂蜜品质的鉴定（曹亚澄等，1993；胡福良，2000）。尽管稳定同位素分析在昆虫生态研究中逐渐得到广泛应用，且前景广阔，但我国相应的研究工作仍是一片空白。

1　稳定同位素分析的原理与方法

同位素为相同化学元素的原子，由于在原子核中存在不同的中子数而具有不同的质量，有轻、重同位素之分。根据物理特性，又将同位素分为放射性和稳定性两种形式，其中，稳定性同位素（stable isotope）无放射性，物理性质稳定，以一定比例存在于自然界，对环境无害，运用 GC-MS 或 LC-MS 方法可检测出天然稳定性同位素的相对比值，常用于生态学研究的稳定同位素有 D、^{13}C、^{15}N 和 ^{18}O 等。同位素分馏（isotope fractionation）指某元素的同位素经过物理、化学或生物过程以不同的比值分配到不同物质或不同相中。

同位素分析的结果采用相对测量法，即将待测样品（Sa）的同位素比值 R_{Sa} 与一标准物质（St）的同位素比值 R_{St} 作比较，比较结果称为样品的 δ 值（郑永飞和陈江峰，2000），其定义为：

$$\delta(‰) = (R_{Sa}/R_{St} - 1) \times 1\ 000$$

δ 值的大小与所采取的标准有关，故进行同位素分析前首先要选择合适的标准，不同样品间的比较必须采取同一标准（Ehleringer and Rundel，1988）。

稳定同位素分析主要包括两个步骤：①样品制备，将样品用化学（或物理）手段转化为适于质谱测定的形式，一般为纯的气体；②质谱测定，将该气体输入质谱仪进行同位素比值测定（郑永飞和陈江峰，2000）。昆虫样品的制备可根据最小取样量（一般为 2 ~ 20 mg）或不同研究目的，分为个体单独取样（Fry *et al.*，1978；Teeri and Schoeller，1979；Boutton *et al.*，1980；Ostrom *et al.*，1997；Hobson *et al.*，1999）和同质个体均匀混合后取样（DeNiro and Epstein，1978；Ostrom *et al.*，1997；Markow *et al.*，2000）。昆虫样品及寄主植物经冷冻干燥（DeNiro and Epstein，1981；Callaham *et al.*，2000）或烘干（Hobson *et al.*，1999；Markow *et al.*，2000；O'Brien *et al.*，2000）后，研磨成为粉末（Fry *et al.*，1978；Ostrom *et al.*，1997；Callaham *et al.*，2000）或直接进行燃烧（Boutton *et al.*，1980），有的样品在冷冻前经过氧化提纯（Rau，1980）。气体转化过程常用的方法为修订的 Dumas 燃烧法（Macko *et al.*，1987）、Parker 法（Parker *et al.*，1972）等，均为密封管中燃烧转化为相应的气体。值得注意的是，在进行 D 同位素分析时，需利用蒸汽平衡法去除由于与空气中水分交换而产生的同位素分馏（Hobson *et al.*，1999）。

为避免在样品的保存过程中造成同位素组成的改变，选择有效的保存方法至关重要。对于易腐烂样品，Ponsard 和 Amlou（1999）特别探讨了不同方法对同位素组成的影响，认为最好采用不接触液氮的冷冻，浸入 NaCl 溶液可短期内代替冷冻；而对于有机溶剂，如酒精或乙二醇乙醚，虽对 $\delta^{15}N$ 无影响，但有可能溶解新鲜样品中有机成分而造成 $\delta^{13}C$ 的改变。对于外骨骼、翅等硬化后不易溶于有机溶剂的组织，有机溶剂浸泡也不失为样品保存的良方，Gould 等（2002）实验证明酒精浸泡不影响玉米穗夜蛾 *Helicoverpa zea* 翅中的 $\delta^{13}C$。所以，在样品采集过程中，需要针对样品特性选取适合的保存方法，即要保证同位素组成的稳定，也要考虑到野外采集的简便易行。

2　应用于生态学研究的理论基础

同位素分析用于生态学研究的前提为：①研究对象在不同食源间活动并取食；②不同食源生物间存在稳定同位素组成差异并在食物链中传递；③可根据同位素转化率选取不同组织以在时间上适当反映食物记录。大量研究表明，植物间稳定同位素组成的差异不仅表现在陆生与海洋、近海与远海、湿地与干地以及 C_3、C_4 与 CAM 植物之间（Boutton *et al.*，1978；Fry and Sherr，1984；Peterson and Fry 1987；Schaffner and Swart，1991；Hobson and Wassenaar，1997；Hobson，1999），不同属、同属内不同种及同种植物的不同部分、不同时期所含稳定同位素 δ 值亦有不同（Tieszen and Boutton，1988；Todd *et al.*，2002）。动物组织的同位素组成与其食物的范围相同（Hoefs，1973），以此为基础可获得动物的食物信息并研究相关的物质、能量流动与个体、种群活动等

生态现象。

利用稳定同位素进行昆虫生态研究，依赖于其寄主植物稳定同位素组成的差异性。昆虫取食某种（类）植物会造成同位素在昆虫体内的富集，DeNiro 和 Epstein（1978，1981）等证明迁飞黑蝗 *Melanoplus sanguinipes*、家蝇 *Musca domestica*、谷象 *Sitophilus granarius* 相对于食物，在呼出的 CO_2 中 ^{13}C 发生衰减，而在体内和粪便富集。体内同位素的组成在不同部分也有显著的差异，如外骨骼、翅等部分反映该变态昆虫幼虫期的营养状况（Wassenaar and Hobson，1998；Gould *et al*.，2002），而内部器官的同位素组成则对应近期食源（Callaham *et al*.，2000），对卵的同位素分析则可推测上一代的食物特征（O'Brien *et al*.，2000）。

值得注意的是，在农业生态系统中，农作措施可能改变同位素组成，例如，耕作加速植物分解，使土壤 $\delta^{15}N$ 增高，而由空气中氮（$\delta^{15}N$ 为 0）合成氮肥的使用则会造成土壤 $\delta^{15}N$ 下降（郑永飞和陈江峰，2000），这些都会引起作物 $\delta^{15}N$ 的相应变化，进而影响到以其为食的昆虫。而与施肥相比，农药的使用剂量相对于昆虫生长过程中取食造成的物质积累微乎其微，难以对昆虫体内同位素组成造成显著改变。由于农业生态系统中各种同位素组成容易受到多种因素的影响，其变化规律复杂，尚待深入研究。因而，对昆虫可能的寄主植物进行采集和同位素测定，无疑是研究的基础。

3　应用于昆虫生态研究的几个方面

3.1　确定食物组成

了解昆虫食性及其多食性昆虫取食的变化规律，是昆虫生态研究的基础之一，更是害虫综合防治、珍稀物种保护的前提。多项研究证实昆虫成虫或幼虫与其食物的 δ 值存在紧密的相关性（DeNiro and Epstein，1978，1981；Teeri and Schoeller，1979；France and Schlaepfer，2000；Del Rosario *et al*.，2002）。Teeri 等（1979）证明赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和食物间 δ 值的相关性与生长率无关；Smith 和 Collier（2000）结合室内实验调查了 3 种石蝇成虫的食物构成，认为其碳源可能来自河床中的苔藓；Mihuc 和 Toetz（1994）检测了 5 种水生昆虫幼虫、蛹、成虫的 $\delta^{13}C$ 与 $\delta^{15}N$，与消化道内含物分析的结果比较，认为昆虫对不同食源的取食比例并不必然反映它的食性（泛化或专化）。

同位素转化时间（turnover time）（Ostrom *et al*.，1997；Steffan *et al*.，2001）的确定，以及质量平衡方程（mass balance equation）（Fry *et al*.，1978；Teeri and Schoeller，1979；Ostrom *et al*.，1997）与混合模型（mixing model）（Mihuc and Toetz，1994；Sagers *et al*.，2000；Ben-David and Schell，2001；Phillips，2001；Koch and Phillips，2002）的应用是确定食物组成的重要步骤。Ostrom 等（1997）确定多异瓢虫 *Hippodamia variegata* 体内同位素组成对食物改变在短期（6～21 天）有明显反映，而果蝇体内同位素组成可在 24 小时内对食物变化做出反映（Markow *et al*.，2000）。确定 2 种食源所占比例时，可以通过测定食物和昆虫某种同位素的 δ 值，直接利用质量平衡方程解决，但食源达到 3 种或更多时该方法就受到了局限。由于质量平衡方程是基于同位素不同 δ 值的比例与各食物的比例相同的假设（Gannes *et al*.，1997），则不同食物的营养吸收率、不同组织的营养物质分配以及同位素分馏而造成的差异尚需深入的实验证明。为解决多种食源比例的不确定性（Phillips and Gregg，2001），在质量平衡方程的基础上，混合模型应运而生，主要包括线性模型、欧几里德距离模型、倒数距离模型、加权线性模型等（Phillips，2001；Phillips and Koch，2002），常见为通过测定 2 种同位素以推断 3 种食源所占比例。模型的差异主要在于怎样消除由于不同食源中被测定元素所占比例差异而造成对食物比例推导的偏差。当 2 种被测元素的相对含量在不同食物中较稳定时，使用线性模型不会造成偏差，且简便易行，如果相对含量差异较大，则需使用经过纠正的模型，并进行敏感性分析。

3.2　探寻寄主间转移规律及迁移路线

昆虫的标记技术是生态学研究中的一个重要内容，特别在涉及寄主间转移与迁移等问题时，标记的成功与否起到了决定性的作用。作为天然标记物，稳定同位素分析弥补了多种传统方法或放射性同位素固有的适用范围窄、标记工作量大、重捕困难及人为干扰等不足（Hagler and Jackson，2001），具有快速、简易、对昆虫活动无影响的优势，且不同同位素可进行不同空间与时间跨度的标记。研究昆虫在不同寄主植物间转移规律可以利用 C_3、C_4 植物 $\delta^{13}C$ 的不同，Gould 等（2002）在确定玉米穗夜蛾食源的基础上，通过对不同时期近 2 000 头成虫 $\delta^{13}C$ 的测定，认为玉米田可在一定时期为其提供躲避转 Bt 棉的庇护所，但发生末期由棉花、大豆（C_3 植物）向玉米（C_4 植物）大量转移的假设不成立。昆虫迁移的研

究则需要大尺度的同位素稳定差异，Wassenaar 和 Hobson（1998）与 Hobson 等（1999）利用 D、^{13}C 作为标记进行君主斑蝶 *Danaus plexippus* 迁移研究，以 3 种 δD 值不同的水源灌溉其寄主乳草属植物金凤花 *Asclepias curassavica*，测定 3 组寄主植物上君主斑蝶翅的 δD，证实了翅中 δD 可反映其出生地区间降雨量不同而造成的 δD 梯度的假设，发现翅中 $\delta^{13}C$ 存在由南向北递增的梯度，表明大约一半在墨西哥越冬的君主斑蝶由美国中西部谷物与豆类作物区迁移而来，并首次利用地统计学的 Kriging 插值法建立了 δD 和 $\delta^{13}C$ 的地理格局图。利用 δD 标记也存在着不足，使该方法难以广泛应用，如：地区间的变异、植物自身 δD 的季节变化、灌溉造成的不确定性等，δD 的测定也受到空气中水分的影响。由地质条件产生的差异相对稳定，选择不同地质环境下的同位素组成差异作为标记将为迁徙研究开辟新的途径。

3.3　能量流动与营养级研究

稳定同位素分析为营养级与生态系统中物质、能量流动的研究提供了有力的手段（McNabb *et al*., 2001; Sarakinos *et al*., 2002）。从生产者到各级消费者，随着营养级的递增，多种同位素也具有相应的规律性变化，可通过对同位素的测定进行食物网的构建与营养级的确定。选择适合的同位素至关重要，$\delta^{13}C$在每营养级间产生 0.5‰～1‰变化，$\delta^{15}N$ 随营养级上升有 3‰增加（Ostrom *et al*., 1997），而$\delta^{34}S$几乎不随营养级而变化（Hobson, 1999），多种同位素的联合使用则可有效减少实验的误差。Callaham 等（2000）通过测定高地草原、低地草原与河滩林地中 5 种蝉的 $\delta^{13}C$ 与 $\delta^{15}N$，结果显示优势种间有明显的资源分离，并探讨了随着蝉的羽化而产生的生态系统的营养流动；McNabb 等（2001）确定了步甲和弹尾目昆虫作为泛食者的营养地位及它们与农业生态系统中碎屑食物网的联系。相对于传统的内含物鉴定等方法，同位素分析不仅可明确各营养级间的定性关系，也易于获得较精确的定量分析结果。Ostrom 等（1997）通过作物—蚜虫—瓢虫食物链的$\delta^{13}C$与$\delta^{15}N$变化，结合质量平衡方程，判断瓢虫食物中碳、氮来源于不同作物的比例及其季节变化规律，找出瓢虫的栖息地特征，为蚜虫的生物防治提供了理论基础；Sager 等（2000）应用^{13}C 与^{15}N 进行标记，得出在巢蚁属 *Azteca* 种类与蚁栖树 *Cecropia peltata* 的互利共生关系中，工蚁只有 18% 的碳源来自于寄主，而蚁栖树 93% 的氮源来自巢蚁的腐殖质。同位素组成的差异也用于研究不同虫态间的物质流动，O'Brien 等（2000）利用 $\delta^{13}C$ 研究一种天蛾 *Amphion floridensis* 成虫取食花蜜对繁殖的影响，由于天蛾幼虫与成虫的食物截然不同，食物中的 $\delta^{13}C$ 也有很大差异，通过对卵 $\delta^{13}C$ 的测定推断出成虫所取食花蜜与幼虫期营养积累都为卵提供碳源，其中 50%～60% 来源于花蜜。由于生态系统中同位素的 δ 值在不同区域、时期存在相当的变异，因此在构建食物网或确定营养关系时，应尽量保持采集样品在时间和空间上的一致性，减少时空格局差异所产生的影响。

3.4　长期保存标本与昆虫化石的应用

随着环境的改变，昆虫食物来源、食物网结构也会发生相应变化，在进化时间则反映为食性进化等问题，这类问题的解决面临两个难点：样品难以获得与有效分析方法的选择。而长期保存标本与昆虫化石中同位素组成特征的充分利用为解决上述问题提供新的思路。Sarakinos 等（2002）研究了防腐剂对保存多年（百年甚至千年）的标本组织内的稳定同位素的影响，验证利用长期标本进行食物网重构与生物地化学相关研究的可行性；Hodgins 等（2001）则提出了为进行昆虫化石同位素分析所需的甲壳质纯化与特征鉴别方法。这些工作为研究食物来源、食物网的长期变化甚至昆虫古生态学奠定了基础。

4　稳定同位素分析在昆虫生态研究中的前景

应用初期，研究人员往往直接测定野外采集样品的稳定同位素组成（Fry, 1978; Rau, 1980; Boutton *et al*., 1983）。随着应用范围的扩展和认识的深入，室内转化实验的重要性日益显现。没有相应的室内实验，仅仅依赖于野外样品的同位素组成来探讨食物组成、栖息地等特征，其结果缺乏说服力。室内实验所获得的结果可为合理解释野外数据奠定坚实的基础，逐渐成为稳定同位素分析中不可或缺的部分，昆虫饲养方便、生活周期短的特点也利于室内实验的开展。

变态昆虫各虫态的同位素分馏水平及机制尚不清楚，对这方面的深入研究将把昆虫的生活史与营养物质利用紧密相连，能否充分利用寄主植物的同位素组成差异（同为 C_3 或 C_4 植物）也为分析技术的精细化提出了挑战。同时，由于同位素分馏过程涉及生态、生理和生化各层面，并且和食物特征、营养级关系密切，稳定同位素在昆虫生理生态研究中将

有更加广泛的应用(Gannes *et al*., 1997)。

不同同位素的多重标记有助于全面分析和了解昆虫生态现象,D、^{34}S 和 ^{87}Sr 等同位素自然梯度的利用适于研究大尺度的种群迁徙与源-汇动态,昆虫标本与古昆虫化石的稳定同位素分析则拓宽了研究的时间跨度。优化的统计方法和数学模型的应用将充分挖掘同位素测定数据的潜在价值,同时,同位素组成的时间、空间格局变化值得关注,需要借鉴空间生态学的研究方法。

参 考 文 献 (References)

Ben-David M, Schell DM, 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response. *Oecologia*, 127: 180–184.

Boutton TW, Arshad MA, Tieszen LL, 1983. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands. *Oecologia*, 59: 1–6.

Boutton TW, Cameron GN, Smith BN, 1978. Insect herbivory on C_3 and C_4 grasses. *Oecologia*, 36: 21–32.

Boutton TW, Smith BN, Harrison AT, 1980. Carbon isotope ratios and crop analyses of *Arphia* (Orthoptera: Acrididae) species in southeastern Wyoming grassland. *Oecologia*, 45: 299–306.

Cai DL, Hong XG, Mao XH, Zhang SF, Han YB, Gao SL, 2001. Preliminary studies on trophic structure of tidal zone in the Laoshan Bay by using carbon stable isotopes. *Acta Oceanologica Sinica*, 23(4): 41–47. [蔡德陵,洪旭光,毛兴华,张淑芳,韩贻兵,高素兰,2001. 崂山湾潮间带食物网结构的碳稳定同位素初步研究. 海洋学报,23(4): 41–47]

Cai DL, Wang R, Bi HS, 2001. Trophic relationships in the Bohai ecosystem: preliminary investigation from $\delta^{13}C$ analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 21(8): 1 354–1 359. [蔡德陵,王荣,毕洪生,2001. 渤海生态系统的营养关系:碳同位素研究的初步结果. 生态学报,21(8): 1 354–1 359]

Cai DL, Zhang SF, Zhang J, 2002. Applications of stable carbon and nitrogen isotope methods in ecological studies. *Journal of Ocean University of Qingdao*, 32(2): 287–295. [蔡德陵,张淑芳,张经,2002. 稳定碳、氮同位素在生态系统研究中的应用. 青岛海洋大学学报,32(2): 287–295]

Callaham MA, Whiles MR, Meyer CK, 2000. Feeding ecology and emergence production of animal cicadas (Homoptera: Cicadidae) in tallgrass prairie. *Oecologia*, 123: 535–542.

Cao CY, Zhou KY, Sun GQ, 1993. Mass spectrometry of carbon isotopes used in analysis of honey and its protein. *Food Science*, 3: 70–73, 20. [曹亚澄,周克瑜,孙国庆,1993. 蜂蜜和蜂蜜蛋白中碳同位素的质谱分析法. 食品科学,3: 70–73, 20]

Chen SP, Bai YF, Han XG, 2002. Application of stable carbon isotope techniques to ecological research. *Acta Phytoecologica Sinica*, 26(5): 549–560. [陈世苹,白永飞,韩兴国,2002. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. 植物生态学报,26(5): 549–560]

Chen SY, Zhou WH, Wu YH, Lin ZJ, 2001. The distribution of stable isotope $\delta^{13}C$ in the coral ecosystem in the district of Nansha islands, South China Sea. *Marine Sciences*, 25(6): 4–7. [陈绍勇,周伟华,吴云华,林昭进,2001. 南沙珊瑚礁生态系生物体中 $\delta^{13}C$ 的分布. 海洋科学,25(6): 4–7]

Del Rosario RB, Betts EA, Resh VH, 2002. Cow manure in headwater streams: tracing aquatic insect responses to organic enrichment. *J. Nor. Am. Benthol. Soc.*, 21(2): 278–289.

DeNiro MJ, Epstein S, 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. *Cosmochim. Acta*, 42: 495–506.

DeNiro MJ, Epstein S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. Geochim. *Cosmochim. Acta*, 45: 341–351.

Ehleringer JR, Rundel PW, 1988. Stable isotopes: history, units, and instrumentation. In: Rundel PW, Nagy KA eds. Stable Isotopes in Ecological Research. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 1–16.

France RL, Schlaepfer MA, 2000. C-13 and N-15 depletion in components of a foodweb from an ephemeral boreal wetland compared to boreal lakes: putative evidence for microbial processes. *Hydrobiologia*, 439(1–3): 1–6.

Fry B, 1983. Natural stable isotope tag traces Texas shrimp migration. *Fish. Bull.*, 79: 337–345.

Fry B, Joern A, Parker, PL, 1978. Grasshopper food web analysis: Use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59: 498–506.

Fry B, Sherr EB, 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.*, 27: 13–47.

Gannes LZ, O'Brien DM, Martinez del Rio C, 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 78: 1 271–1 276.

Gould F, Blair N, Reid M, Rennie TL, Lopez J, Micinski S, 2002. *Bacillus thuringiensis*-toxin resistance management: stable isotope assessment of alternate host use by *Helicoverpa zea*. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 99: 16 581–16 586.

Hagler JR, Jackson CG, 2001. Methods for marking insects: current technique and future prospects. *Ann. Rev. Entomol.*, 46: 511–543.

Hobson KA, 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120: 314–326.

Hobson KA, Alisauskas RT, Clark RG, 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *Condor*, 95: 388–394.

Hobson KA, Wassenaar LI, 1997. Linking breeding and wintering grounds of neotropical migrant songbirds using stable hydrogen isotopic analysis of feathers. *Oecologia*, 109: 142–148.

Hobson KA, Wassenaar LI, 1999. Stable isotope ecology: an introduction. *Oecologia*, 120: 312–313.

Hobson KA, Wassenaar LI, Taylor OR, 1999. Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia*, 120: 397–404.

Hodgins GWL, Thorpe JL, Coope GR, Hedges REM, 2001. Protocol development for purification and characterization of sub-fossil insect chitin for stable isotopic analysis and radiocarbon dating. *Radiocarbon*, 43(2A): 199–208.

Hoefs J, 1973 (Translated by Ding TP, 1976). Stable Isotope Geochemistry. Beijing: Science Press. 91–96. [Hoefs J, 1973 (丁悌平译, 1976). 稳定同位素地球化学. 北京:科学出版社. 91–96]

Hu FL, 2000. The use of carbon stable isotope ratio analysis (SIRA) in honey identification. *Apiculture of China*, 51(6): 21–22. [胡福良,2000. 碳稳定同位素比值分析法在蜂蜜质量鉴别中的应用. 中

国养蜂，51（6）：21 – 22]

Jiang GM，2001. Review on some hot topics towards the researches in the field of plant physioecology. *Acta Phytoecologica Sinica*，25（5）：514 – 519. [蒋高明，2001. 当前植物生理生态学研究的几个热点问题. 植物生态学报，25（5）：514 – 519]

Kelly JF，Finch DM，1998. Tracking migrant songbirds with stable isotopes. *Trends Ecol. Evol.*，13：38 – 49.

Kennedy BP，Folt CL，Blum JD，Chamberlain CP，1997. Natural isotope markers in salmon. *Nature*，387：766 – 767.

Koch P L，Heisinger J，Moss C，Carlson RW，Fogel M L，Behrensmeyer A K，1995. Isotopic tracking of change in diet and habitat use African elephants. *Science*，267：1 340 – 1 343.

Koch PL，Phillips DL，2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Robbins，Hilderbrand and Farley. *Oecologia*，133：14 – 18.

Li YZ，Zhu TC，Li JD，Redmann RE，Liu XN，Zhang FG，1996. The application of ^{15}N techniques in grassland nitrogen cycling. *Grassland of China*，3：61 – 65 [李育中，祝廷成，李建东，R. E. Redmann，刘湘南，1996. 同位素^{15}N在草地氮循环中的应用. 中国草地，3：61 – 65]

Macko SA，Estep MF，Hare PE，Hoering TC，1987. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms. *Isotope Geosci.*，65：79 – 92.

Markow TA，Anwar S，Pfeiler E，2000. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen in natural populations of *Drosophila* species and their hosts. *Func. Ecol.*，14：261 – 266.

Marra PP，Hobson KA，Holmes RT，1998. Linking winter and summer events in a migratory bird by using stable-carbon isotopes. *Science*，282：1 884 – 1 886.

Mattson WJ，1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*，11：119 – 161.

McNabb DM，Halaj J，Wise DH，2001. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis. *Pedobiologia*，（4）：289 – 297.

Mihuc T，Toetz D，1994. Determination of diets of alpine insects using stable isotopes and gut analysis. *Am. Mid. Natural.*，131：146 – 155.

O' Brien DM，Schrag DP，Martinez del Rio C，2000. Allocation to reproduction in a hawkmoth: a quantitative analysis using stable carbon isotopes. *Ecology*，81：2 822 – 2 831.

Ostrom PH，Colunga-Garcia M，Gage SH，1997. Establishing pathways of energy flow for insect predators using stable isotope ratios: field and laboratory evidence. *Oecologia*，109：108 – 113.

Parker PL，Behrens EA，Calder JA，Schultz D，1972. Stable carbon isotope ratio variations in the organic carbon from Gulf of Mexico sediments. *Contrib. Mar. Sci.*，16：139 – 148.

Peterson BJ，Fry B，1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*，18：293 – 320.

Phillips DL，2001. Mixing model in analysis of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*，127：166 – 170.

Phillips DL，Gregg JW，2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia*，127：171 – 179.

Phillips DL，Koch PL，2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*，130：114 – 125.

Ponsard S，Amlou M，1999. Effects of several preservation methods on the isotopic content of *Drosophila* samples. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. III Sci. Vie*，322：35 – 41.

Rau GH，1980. Carbon-13/carbon-12 variation in subalpine lake aquatic insects: food source implications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*，37：742 – 746.

Sagers CL，Ginger SM，Evans RD，2000. Carbon and nitrogen isotopes trace nutrient exchange in an ant-plant mutualism. *Oecologia*，123：582 – 586.

Sarakinos HC，Johnson ML，Vander Zanden MJ，2002. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Can. J. Zool.*，80：381 – 387.

Schaffner FC，Swart PK，1991. Influence of diet and environmental water on the carbon and oxygen isotopic signatures of seabird eggshell carbonate. *Bull. Mar. Sci.*，48：23 – 38.

Schell DM，Saupe SM，Haubenstock N，1989. Natural isotope abundances in bowhead whale（*Balaena mysticetus*）baleen: markers of aging and habitat use. *Ecol. Studies*，68：260 – 269.

Smith BJ，Collier K，2000. Interactions of adult stoneflies（Plecoptera）with riparian zones II. Diet. *Aquatic Insect*，22（4）：285 – 296.

Steele KW，Daniel RM，1978. Fractionation of nitrogen isotopes by animals: a further complication to the use of variations in the natural abundance of ^{15}N for tracer studies. *J. Agric. Sci. Camb.*，90：7 – 9.

Steffan SA，Daane KM，Mahr DL，2001. N-15-enrichment of plant tissue to mark phytophagous insects，associated parasitoids，and flower-visiting entomophaga. *Entomol. Exp. Appl.*，98（2）：173 – 180.

Teeri JA，Schoeller DA，1979. $\delta^{13}C$ values of an herbivore and the ratio of C_3 to C_4 plant carbon in its diet. *Oecologia*，39：197 – 200.

Tieszen LL，Boutton TW，1988. Stable carbon isotopes in terrestrial ecosystem research. In: Rundel PW，Nagy KA eds. Stable Isotopes in Ecological Research. Springer，Berlin，Heidelberg，New York. 167 – 195.

Tieszen LL，Boutton TW，Tesdahl KG，Slade NA，1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}C$ analysis of diet. *Oecologia*，57：32 – 37.

Todd ED，Stefania M，Agneta HP，Pamela HT，Kevin PT，2002. Stable isotopes in plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*，33：507 – 559.

Wassenaar LI，Hobson KA，1998. Natal origins of migratory monarch butterflies at wintering colonies in Mexico: new isotope evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci.*，95：15 436 – 15 439.

Ye LX，1990. The application of stable isotope techniques in marine ecology. *Transactions of Oceanology and Limnology*，3：80 – 85. [叶立勋，1990. 稳定性同位素技术在海洋生态学中的应用. 海洋湖沼通报，3：80 – 85]

Zheng YF，Chen JF，2000. Stable Isotope Geochemistry. Beijing: Science Press. 4 – 25，254 – 255. [郑永飞，陈江峰，2000. 稳定同位素地球化学. 北京：科学出版社. 4 – 25，254 – 255]

（责任编辑：袁德成）